Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Königl. Universität Breslau
(Direktor: Prof. Dr. **Rosen.**)

Zur Biologie einiger xerophiler Farne.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät der Königl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt

von

Reinhold Schaede.

Mittwoch, den 8. Mai, 11 Uhr in der Aula Leopoldina
Vortrag über das Thema:

„Die Phylogenie der Pteridophyten"

und Promotion.

Breslau.
Druck von R. Nischkowsky.
1912.

Gedruckt mit Genehmigung der philosophischen Fakultät
der Universität Breslau.

Referent: Geheimrat Prof. Dr. **Pax.**

Das Rigorosum fand statt am 31. Januar 1912.

Wenn unter den Farnen, die sich seit ihrem Auftreten durch die relative Größe und Zartheit ihrer Blätter und besonders durch die Ausbildung der an Wasser unbedingt gebundenen geschlechtlichen Generation als Schattenpflanzen dokumentieren, auch Xerophyten nicht selten sind, so drängt sich die Frage auf, wie denn so große Gegensätze entstanden sein mögen. Der Grund dafür liegt offenbar in der leichten Verbreitungsmöglichkeit und in dem derben Membranschutz ihrer Sporen; denn wenn diese vom Winde fortgetragen werden, so gelangen sie auch auf Felsen, Bäume und andere wasserarme Plätze. Keine Gegend unserer Erde ist absolut trocken, und wenn nun ein Regen fällt, so keimen die Sporen aus, es entwickelt sich das Prothallium, der Geschlechtsapparat und schließlich die junge Farnpflanze. So sind Bedingungen gegeben, die im Verlaufe der Phylogenie einer Anpassung an neue Verhältnisse Vorschub leisten müssen. Jedenfalls haben sich die Farne für ihre Existenz ein neues Feld geschaffen, wohin ihnen aus der ungeheuren Zahl der höheren, die niederen Formen unterdrückenden und verdrängenden Pflanzen nur wenige folgen konnten. So ist es zu erklären, daß es unter den Farnen eine verhältnismäßig große Zahl von Epiphyten, Halophyten und Xerophyten gibt.

Über xerophile Farne haben bereits mehrere bekannte Forscher berichtet, und ihre Untersuchungen haben ergeben, daß die Schutzeinrichtungen dieser Farne gegen allzu starke Beleuchtung und Transpiration denen der höheren Pflanzen sehr nahe kommen. Aber es wurde auch darauf hingewiesen, daß es Farne gibt, die in ihren Schutzeinrichtungen von dem allgemeinen Typus abweichen[1]). Hierher gehören besonders diejenigen, deren Fiedern oder Stiele bei Eintritt der Trockenheit eine Krümmung oder Einrollung ausführen, und die Frage, wie diese Bewegungen zu Stande kommen und wie

[1]) Vergleiche hierzu H. Christ, Die Geographie der Farne. I. Teil, sowie die im Literaturverzeichnis angegebenen Abhandlungen von Borzi, Sadebeck in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien, Goebel, Kramer, Saporta und Schimper.

sie mit anderen Schutzeinrichtungen in Verbindung stehen, ist bisher unbeantwortet geblieben[1]). Auch die Farne mit Schuppen- und Wachsbedeckung auf der Blattunterseite sind hier zu erwähnen; sie leben vorwiegend an trockenen, besonnten Orten, und es liegt daher nahe, zu vermuten, daß Schuppen und Wachs schützende Mittel gegen zu starke Transpiration und Insolation sind; eine Erklärung ihrer Wirkung im Zusammenhang mit den Bewegungserscheinungen ist damit aber nicht gegeben.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Farne. Schuppenbedeckung wiesen auf Ceterach officinarum (St. Canzian, Karst), Nothochlaena Marantae (Südfrankreich), N. sinuata (Mexiko); mit einer Wachsschicht bedeckt waren Nothochlaena nivea (Mexiko), Cheilanthes farinosa (Mexiko), Ceropteris calomelanos (Mexiko); Bewegung allein besaßen Asplenium Petrarchae (Spanien), A. trichomanes (St. Canzian, Karst), A. adulterinum (Böhmen), A. septentrionale (Istrien), A. germanicum (Istrien) und Actiniopteris radiata (Abessinien). Als Vergleichsobjekte untersuchte ich noch Asplenium viride, A. Adiantum nigrum (Böhmen) und A. serpentini (Böhmen).

Verwendet wurde fast ausschließlich getrocknetes Material. Um dies zur Untersuchung brauchbar zu machen, wurde es in kaltes Wasser gebracht, dem Formalin zugesetzt war. Diese Flüssigkeit bewirkte eine vollkommene Wiederausbreitung der Blätter, ja man konnte an ihnen die Bewegungen fast wie am lebenden Material beobachten. Zum Studium des anatomischen Baues dienten zum allergrößten Teile Mikrotomschnitte von 10 μ, die aus in Paraffin eingebettetem Material hergestellt wurden. Die Schnitte wurden mit Fuchsin gefärbt und zwar, um das Ablösen zu vermeiden, auf vereinfachte Weise, indem sie in Xylol-Alkohol gebracht wurden, dem bis zur Sättigung Fuchsin zugesetzt war. Nachdem sie dann mit Xylol-Alkohol abgespült waren, erfolgte die Einbettung in Xylol-Kolophonium in der üblichen Weise. Wenn das Gewebe auf diesen Schnitten auch häufig ein wenig kontrahiert war, so gewährten doch gerade sie einen Einblick, wie sich die Zellen bei Wasserverlust, d. h. im xeromorphen Zustand, verhalten. Auch konnten ja stets zum Vergleich Freihandschnitte hergestellt werden.

Bevor ich meine Ergebnisse mitteile, wird es nützlich sein, sich die Hauptgesichtspunkte zu vergegenwärtigen, unter denen die Xerophyten betrachtet werden müssen. Bei eintretendem Wassermangel müssen sie Gasaustausch und Lichtgenuß möglichst einschränken, denn bei ungenügender Versorgung mit Wasser und Kohlensäure würde der Pflanze das Sonnenlicht jedenfalls eher schädlich als nützlich sein.

---

[1]) Sadebeck in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien, I. Abt. IV., S. 77, Xerotropismus.

Wenn nun einige Farne auf der Unterseite ihrer Blätter Schuppen- oder Wachsbedeckung tragen, so werden sie dadurch den Gasaustausch herabsetzen können, aber die Hauptsache wird die Ausschaltung der Sonnenstrahlen sein, und diese wird erzielt durch das Einrollen der Fiedern oder des ganzen Blattes nach oben, wodurch dem Eindringen des Lichtes durch dicke Schuppendecken und Wachsschichten erheblicher Widerstand entgegengesetzt wird.

Andrerseits werden bei einem Regenfall im Innern der eingerollten Blättchen und zwischen den Schuppen Tröpfchen zurückgehalten, wie es von vielen Moosen und einigen epiphytischen Bromeliaceen bekannt ist, und dieses Wasser wird für die Xerophyten einen Teil des ihnen überhaupt zur Verfügung stehenden bilden. Über die Art der Wasseraufnahme wird deshalb in einem besonderen Abschnitte berichtet werden.

Das bekannteste unter den schuppentragenden Farnen ist Ceterach officinarum. Die Bewegung und Anatomie seines Blattes hat bereits Borzi[1]) eingehend untersucht, erstere aber nicht zu erklären vermocht. Auf diese sonst ausgezeichneten Beobachtungen wird noch eingegangen werden. Es sei hier nur kurz erwähnt, daß im Trockenzustand die abwechselnd stehenden Fiederblättchen sich bei ihrer Krümmung nach oben in die gegenseitigen Zwischenräume schieben, etwa wie es die Finger beim Falten der Hände tun, während die Spitze des Gesamtblattes sich nach innen neigt. Bau und Entwickelung der Schuppen brauchen an dieser Stelle nicht erörtert zu werden, da sie bereits bekannt sind[2]). Höchst bedeutungsvoll für die Xerophyten ist aber die Eigenschaft der Schuppen, die Sonnenstrahlen zu reflektieren. Unter dem stereoskopischen Mikroskop betrachtet zeigen die Schuppen sämtlicher untersuchter Farne einen starken Perlmutterglanz, und läßt man das Sonnenlicht direkt auf sie auffallen, so ist es in Folge der Fülle des reflektierten Lichtes unmöglich, irgend etwas zu erkennen, nur eine hellglänzende Fläche ist sichtbar. Selbst eine im zerstreuten Tageslicht aufgenommene Mikrophotographie (Tafel I, Fig. 1) zeigt trotz richtiger Einstellung an einigen Stellen weiße Flecken, in denen alle Einzelheiten verschwimmen, so stark war die Einwirkung des reflektierten Lichtes auf die photographische Platte. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß ein großer Teil des auffallenden Sonnenlichtes sogleich durch die Reflektion unschädlich gemacht wird, ein weiterer Teil beim Hindurchgehen durch die bräunlichen Schuppenlagen absorbiert und der Rest gerade genügen wird, um eine dem

---

[1]) A. Borzi, Xerotropismo nelli felci. Nuov. Giorn. Bot. XX. 1888. S. 480.

[2]) Sadebeck in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien 1. Abt. IV, S. 59, und Ch. Lürssen, Die Farnpflanzen oder Gefäßkryptogamen. Rabenhorst's Kryptogamenflora III, S. 152.

herabgesetzten Gasaustausch entsprechende Assimilation zu unterhalten. Ich verweise hier auf ganz ähnliche Eigenschaften der Schuppen einiger epiphytischer Bromeliaceen, über die Baumert experimentelle Untersuchungen angestellt hat.[1])

Fast genau so ist die Schutzeinrichtung von Nothochlaena Marantae. Eine kurze Notiz über dieses Farn findet sich ebenfalls bei Borzì im Anschluß an Ceterach officinarum. Von seinen doppelt gefiederten Blättchen krümmen sich die Fiedern zweiten Grades, die äußeren Teile der Fiedern ersten Grades und das Ende des Gesamtblattes nach oben und innen. Es sei hier gleich bemerkt, daß bei der Mehrzahl der untersuchten Farne das Ende des Gesamtblattes einem der untersten Fiedern in seiner Gestalt, dem anatomischen Bau und den Bewegungen fast gleich ist.

Das ledrige Blatt zeigt in seinem Querschnitt eine aus großen, dickwandigen, ein wenig längs gestreckten Zellen bestehende obere Epidermis, deren Querwände wie bei den meisten Farnen gewellt und ineinander gekeilt sind. Diese Zellen enthalten nur hier und da einige Chlorophyllkörner. Daran schließt sich ein ein- bis zweischichtiges Palisadenparenchym, und darunter liegt ein dichtes Schwammgewebe mit sehr kleinen Interzellularen und Atemhöhlen. Die Zellen der unteren Epidermis sind denen des Schwammparenchyms ungefähr gleich, enthalten aber nur wenig Chlorophyll. Die Spaltöffnungen sind nicht versenkt, wie man es bei einem Xerophyten erwarten sollte, sondern liegen in gleicher Höhe mit den Epidermiszellen, ja sie sind mitunter ein wenig über sie emporgehoben. Da die Spaltöffnungen der untersuchten Farne noch näher besprochen werden sollen, braucht an dieser Stelle auf ihre Eigenschaften nicht eingegangen zu werden. Obere und untere Epidermis sind von einer Cuticula überzogen. Die der oberen Epidermis ist bedeutend dicker als die der unteren, und im Vergleich zur Mehrzahl der Farne, bei denen sie nur durch Behandlung mit Schwefelsäure festgestellt werden kann, ist sie als sehr dick zu bezeichnen. Wichtig ist die Anordnung der Epidermiszellen, wie bei der Erklärung des Bewegungsmechanismus gezeigt werden wird. Sie ziehen sich nämlich ganz regelmäßig in bogenförmigen, nach dem Blattgrund zu konkaven Reihen nach dem Blattrand hin.

Eine Erscheinung, die schon bei vielen Farnen beobachtet worden ist, ist der dünn ausgezogene und nach unten umgeschlagene Blattrand, der zum Xeromorphismus wohl keine Beziehung hat, sondern

---

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IX. Zweites Heft. Breslau 1907. R. Baumert, Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern.

einen Ersatz des hier mangelnden oder nur schwach ausgebildeten Indusium darstellt.

In das Zellgewebe eingesprengt fand ich bei einem Blatte dicht mit nadelförmigen Kristallen angefüllte Zellen. Oft lagen sie zu zweien bis dreien nebeneinander und bildeten einen zapfenförmigen Komplex, der durch die ganze Tiefe des Blattes von der oberen bis zur unteren Epidermis hindurch verlief. Die Nadelstruktur war besonders gut zu erkennen an Stellen, wo das Mikrotommesser die Zellwände zufällig zerrissen hatte und die Kristalle nicht so dicht lagen. In unverletztem Zustande schließen sich die Nadeln zu Sphärokristallen von gelblicher Färbung zusammen (Tafel II, Fig. 7). Sie waren nur festzustellen an Paraffinmaterial, das also vorher in Alkohol und Xylol gelegen hatte, an anders behandelten Stücken desselben Blattes konnten sie nicht gefunden werden; sie müssen sich also im Alkohol oder Xylol gebildet haben. Bei der mikrochemischen Untersuchung zeigten sie alle Merkmale, die Zimmermann[1]) für das Glykosid Hesperidin angibt. Volle Sicherheit hierüber habe ich jedoch nicht erlangen können, denn die Untersuchung mit so geringen Mengen unter starker Vergrößerung ist recht schwierig. Äußerlich ist an den Blättern nichts von den Kristallen zu sehen, und ich habe Hunderte von Schnitten eines anderen Blattes durchmustert, ohne die Kristalle zu finden. Ob die Anhäufung eines Glykosids in gewissen Zellen mit dem Xeromorphismus zusammenhängt, kann natürlich auch nicht entschieden werden, es wären dazu Beobachtungen von frischem Material notwendig, über dessen Standort man dann auch genau unterrichtet sein würde.

Nothochlaena sinuata übertrifft das eben geschilderte Farn an Dichtigkeit und Härte des Blattgewebes, sowie an Ausbildung der Schuppendecke bei weitem. Die langen Blätter sind einfach gefiedert und besitzen zwischen den schmalen, länglichen Fiedern große Zwischenräume, wodurch sie den Sonnenstrahlen nur wenig Fläche bieten.

Bei Eintritt von Trockenheit krümmen sich die Fiedern nach oben und innen, wie man eine hohle Hand macht. Die obere Epidermis der Blätter ist von einer Cuticula überzogen, die noch viel dicker ist als die von Nothochlaena Marantae. Die Epidermiszellen selbst haben stark verdickte Wände und sind seitlich durch Tüpfel von sehr verschiedener Größe miteinander verbunden. Die Tüpfel sind im Querschnitt der Membran nicht zu erkennen, sondern nur in der Aufsicht (Tafel II, Fig. 9). Die Zellmembran ist äußerst zähe und läßt sich mit dem Mikrotom gerade noch schneiden, in Wasser gequelltes Material ist fast wie Kautschuk schmiegsam, und nur

[1]) Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892. S. 91.

solches, das längere Zeit in Formalinlösung gelegen hatte, war für Freihandschnitte brauchbar. Die Anordnung der Epidermiszellen und der Bau des übrigen Blattes entspricht dem von Nothochlaena Marantae, doch sind die einzelnen Zellen größer und das Blatt daher dicker.

Eigenartig und zweckmäßig ist das Schuppenkleid ausgebildet. Der Stiel und die Unterseite der Blätter sind von meist weißlichen Schuppen bedeckt, und die am Blattrand gelegenen sind um diesen umgeschlagen, so daß sie mit ihren Spitzen auf die Oberseite herüberragen. Sie liegen neben- und übereinander regelmäßig wie Dachziegeln. Unter diesem Dache befinden sich reich verästelte Haare von Gestalt kleiner Bäumchen; ihre Zweige sind ineinander verflochten und bilden einen dichten Filz. Diese Haare bedecken bei jüngeren Exemplaren auch die Blattoberseite mit einem dünnen, weißen Überzug. Jedes Fiederblatt ist also in eine Schicht gehüllt, in der die Luft nur sehr schwach zirkulieren kann, und die Unterseite, die Seite, die bei Trockenheit den Sonnenstrahlen dargeboten wird, ist außerdem noch von einer reflektierenden Schuppendecke geschützt.

Von den xeromorphen Farnen, die zu ihrem Schutze eine Wachsschicht auf der Unterseite der Blätter tragen, sei zuerst Nothochlaena nivea genannt. Bei diesem Farn unterscheiden sich die Pflanzen, die an sehr trockenen Standorten gewachsen sind, von denen günstigerer Plätze ganz bedeutend, aber fast nur in ihrer äußeren Erscheinung, während ihre Anatomie gleich ist. Die Exemplare von trockenen Standorten sind kleiner, weniger gefiedert, die einzelnen Fiederblättchen sind größer und dicker, und vor allem ist ihre Wachsschicht viel stärker, ja es findet sich auch eine geringe Wachsausscheidung auf der Oberseite, wo dann in Abständen kleine weiße Punkte sichtbar sind (Tafel I, Fig. 6).

Das Wachs überzieht die Unterseite aller hier vorliegenden Farne mit einer gleichmäßigen Schicht, die nur hier und da von einem Riß unterbrochen ist. Es wird ausgeschieden durch Haare von folgendem Bau. Eine längliche, auf der Epidermis aufsitzende Zelle trägt eine kopfförmige Zelle, welche das Wachs sezerniert, dessen zusammenhängende Decke infolgedessen um die Länge des Haares von der Epidermis absteht, wodurch eine luftstille Kammer geschaffen wird. Beide Zellen sind durch große Kerne ausgezeichnet, die ja sezernierenden Organen gewöhnlich eigen sind. Bei allen von mir untersuchten Wachsfarnen waren die Haare von gleicher Gestalt und nur in ihrer Größe verschieden. Das Wachs selbst hat nicht dieselbe chemische Beschaffenheit wie anderes Pflanzenwachs, denn es wird auch von wenig konzentriertem Alkohol bis auf geringe Rückstände gelöst. Es wird sich also wahrscheinlich um eine fettartige Substanz handeln. Durch den Wachsüberzug sind die Farne

natürlich nur schwer benetzbar, und man kann behaupten, daß die stark xeromorphe Form von Nothochlaena nivea überhaupt unbenetzbar ist, denn ihre Blättchen schwammen noch nach 6 Monaten auf der Formalinlösung umher.

Die Bewegung des letztgenannten Farnes ist der der Schuppenfarne gleich, jedoch viel intensiver, die Fiederblättchen rollen sich ganz in sich selbst zusammen, und an Exemplaren im xeromorphen Zustand ist von ihnen nichts zu sehen als kleine, verkrümmte, von weißem Wachs bedeckte Knötchen, von deren eigentlicher Gestalt man sich gar keine Vorstellung machen kann.

Die Anatomie der Blätter von Nothochlaena nivea ist recht einfach und bei weitem nicht so differenziert wie bei den Schuppenfarnen. Allgemein sind die Blättchen dünn und zart, von einem Palisadenparenchym kann nicht die Rede sein, sie besitzen nur ein Schwammparenchym von 4—5 Schichten mit kleinen Intercellularen und Atemhöhlen. Die Zellen der oberen und unteren Epidermis sind größer als die des Mesophyll, die der oberen wiederum größer als die der unteren, welche im Gegensatz zu den chlorophyllosen oberen Epidermiszellen einige Körnchen führen. Eine dünne Cuticula umhüllt das ganze Blatt. Die Spaltöffnungen sind ein wenig versenkt; über ihren sonstigen Bau sei auf eine spätere Stelle der Arbeit hingewiesen.

Cheilanthes farinosa ist Nothochlaena nivea im anatomischen Bau der Blätter recht ähnlich, doch findet sich in den Zellen der oberen Epidermis etwas Chlorophyll und die der unteren sind denen des Mesophyll an Größe gleich.

Die Bewegung der zweifach, in den unteren Teilen auch dreifach gefiederten Blätter erfolgt analog der bei Nothochlaena Marantae beschriebenen, und zwar, da die Blättchen zart und biegsam sind, so weit, daß nur ihre von Wachs bedeckte Unterseite von den Sonnenstrahlen getroffen werden kann.

Unter den beschriebenen Farnen nimmt Ceropteris calomelanos eine Sonderstellung ein; es hat mit ihnen eigentlich nur das Prinzip des Bewegungsmechanismus gemeinsam und weicht im übrigen gänzlich von ihnen ab. Die Bewegung selbst geht nicht von den Blättern, sondern von Teilen des Stieles aus, an den die Fiedern ersten Grades mit breiter Basis angeheftet sind. Die unteren Fiedern des Blattes sind ihrerseits gefiedert, die Fiederchen zweiten Grades verhalten sich wie die des ersten oben am Blatt. Von der Blattbasis zieht sich am Stiel, einem Flügel gleich, bis zum nächsten Fieder ein Streifen, der sich vom Stiel durch Kontraktilität, mangelnde Verholzung und geringe Bräunung, vom Blatt aber durch die quadratische Form seiner Zellen unterscheidet. Dieser Streifen ist der Träger des Bewegungsmechanismus.

Das Blatt zeigt folgenden Bau. Die obere Epidermis besteht aus langen, zylindrischen, chlorophyllosen Zellen, deren spitze Enden ineinander gekeilt sind. Sie haben dicke Außen- und Seitenwände, laufen den Blattnerven parallel vom Blattgrund nach der Spitze und dem Rande, und ihre cutinisierte Außenseite ist stark glänzend, als trüge sie einen Lacküberzug. Ein Palisadenparenchym ist nicht vorhanden, dagegen wird das Schwammparenchym vermöge seiner Gestaltung einer Armpalisade in Wirkung ungefähr gleichkommen. Seine Zellen sind länglich und zeigen nach allen Seiten regelmäßige Ausbuchtungen, welche entsprechende der Nachbarzellen berühren; dazwischen liegen enge Interzellulargänge. Alle Zellen des Mesophyll laufen denen der oberen Epidermis parallel; man kann also durch geeignete Wahl der Schnittebene ein Bild erhalten, auf dem sämtliche Zellen parallel in Reihen von gleichen, durch die Ausbuchtungen bedingten Abständen, unterbrochen von regelmäßig folgenden Interzellularen, liegen. Die untere Epidermis ist wie die obere chlorophyllos, doch sind ihre Zellen kurz, dünnwandig und tragen die Wachsdrüsen.

Die unteren Teile des Mesophyll fanden sich stets dicht angefüllt mit Stärkekörnern. Ob ein Zusammenhang dieser Erscheinungen mit dem Xeromorphismus besteht, wird sich wohl nur durch Beobachtung frischen Materials feststellen lassen. Zu erwähnen wäre auch noch, daß der Rand der Fiederblättchen ähnlich wie bei Nothochlaena Marantae nach unten umgeschlagen ist; sind die Blättchen fertil, so bilden sie zum Schutze der Sori fast eine Röhre.

Wenn so die Schutzeinrichtungen der behandelten Farne, soweit sie Schuppen- oder Wachsdecken in Verbindung mit der noch zu erörternden Einrollung betreffen, recht leicht verständlich sind, so stößt man bei anderen, die außer der Bewegung keine äußerlich sichtbaren Schutzmittel gegen Dürre und Sonnenlicht besitzen, doch auf recht erhebliche Schwierigkeiten. Ihre Bewegung ist der der Schuppen- und Wachsfarne nicht völlig gleich, wenn sie auch auf derselben Grundlage beruht. Es handelt sich mit Ausnahme von Asplenium septentrionale und Actiniopteris radiata nicht um eine einheitliche Einrollung, sondern um eine allgemeine unregelmäßige Schrumpfelung und Faltenbildung in der Längsrichtung des Blattes zwischen den Nerven in der Weise, daß die konvexen Seiten der Falten an der Oberseite und die konkaven an der Unterseite der Blätter liegen. Für diese Farne hat es ja auch gar keine Bedeutung, den Sonnenstrahlen eine bestimmte Seite darzubieten, sondern sie müssen die transpirierende Fläche möglichst verringern, da sie keinen anderen Schutz gegen Gasaustausch und Wasserverlust haben. Borzì hat in der früher genannten Abhandlung die Oberflächenverringerung resp. Zunahme in Prozenten angegeben.

Ferner wird diesen Farnen ohne Ausnahme die Fähigkeit zugesprochen werden müssen, daß sie während der Trockenperiode ihre Lebenstätigkeit so gut wie ganz einstellen, um sie unter günstigeren Bedingungen sofort wieder aufzunehmen. Solche Beobachtungen sind von Saporta[1]) an Asplenium Petrarchae gemacht worden, und alle Einrichtungen dieser Farne sprechen dafür. Da sich meine Untersuchungen vorwiegend auf einheimische, allgemein bekannte Farne erstrecken, so kann ich mich bezüglich ihrer Beschreibung und Anatomie auf das Notwendigste beschränken; nur von Aspl. Petrarchae und Actiniopteris radiata wird mehr mitzuteilen sein.

Saporta schreibt in seiner Notiz über Asplenium Petrarchae, daß dieses Farn nur an sonnendurchglühten Kalkfelsen zu finden ist, daß es während des dürren Sommers gänzlich vertrocknet erscheint und nur bei Regenfällen und im Herbst wieder auflebt. Mit einem so ausgesprochenen Xerophyten zu beginnen, wird vorteilhaft sein. Im trockenen Zustand sind seine Blätter ganz in sich gekrümmt, die einzelnen Fiederchen sind nach unten eingerollt und zusammengefaltet, dicht an den Stiel gepreßt, und lassen ihre sonstige Gestalt garnicht erkennen. Man könnte von einem solchen Exemplar schwerlich mit Gewißheit sagen, um was für eine Pflanze es sich eigentlich handelt, am wenigsten aber würde man glauben, daß es im Stande sei, in kurzer Zeit seine Lebenstätigkeit wieder aufzunehmen. Bringt man aber ein Blatt, selbst von Herbarienmaterial, in kaltes Wasser, so ist es in 1½ bis 2 Stunden vollkommen wieder ausgebreitet; andere Farne brauchen dazu ebensoviele Tage. Auffällig ist die starke Oberflächenvergrößerung; das Blatt scheint sich in die Länge gestreckt zu haben, und die Fiedern stehen jetzt dicht nebeneinander, ganz ausgebreitet, den Rand muschelförmig nach unten gebogen. Ihre Fläche ist dem Stiel nicht parallel gerichtet, sondern sie bilden nach der Horizontalen zu gedreht einen Winkel mit diesem, ganz wie bei Asplenium adulterinum und A. trichomanes.

Auch der anatomische Bau der Blättchen ist dem von A. trichomanes sehr ähnlich. Obere und untere Epidermis wie auch der Stiel tragen ein spärliches Kleid einzelliger Haare, die an ihrer Spitze kugelförmig aufgetrieben sind (Tafel II, Fig. 8). Der Erklärung ihrer Funktion kommt ein besonderer Abschnitt dieser Arbeit zu. In den um den Blattrand gelegenen Epidermiszellen, in einigen unter den Gefäßbündeln sowie am Rande des Indusiums fand sich eine Anhäufung sehr kleiner Körnchen. Sie färbten sich mit Jod-Jodkalium dunkelbraun und mit Fuchsin intensiv blaurot, ebenso wie die

[1]) Saporta, G. de, Notice sur l'Asplenium Petrarchae. Bull. Soc. Bot. France XIV. 1867. S. 179.

eiweißführenden Teile der Gefäßbündel der meisten anderen Farne. Es handelt sich um Proteinkörnchen. Über ihren Zweck und Zusammenhang mit dem Xeromorphismus kann auch hier nur eine Untersuchung lebenden Materials entscheiden (Tafel I, Fig. 2).

Auffällig sind bei allen xerophilen Asplenium-Arten die verhältnismäßig großen Interzellularräume, die in keinem Vergleich zu denen der Wachs- und Schuppenfarne stehen, bei denen sie, wie gesagt, sehr klein sind. Es erklärt sich hieraus ihre Fähigkeit weitgehendster Kontraktion und Zusammenfaltung, die bei anderen xerophilen Farnen schon durch die Dichte des Gewebes unmöglich gemacht werden würde.

Diesem Farn am ähnlichsten bezüglich seines Xeromorphismus ist das einst viel umstrittene Asplenium adulterinum, das von Sadebeck[1]) als Serpentinform von A. viride erkannt worden ist. Daß man es unbedingt unter die Xerophyten zählen muß, zeigt ein Vergleich mit seiner Stammform. Die ausgeprägte Krümmungsbewegung ist bei letzterem nicht vorhanden. Auf dem Querschnitt zeigt ein Blatt von A. adulterinum die doppelte bis dreifache Dicke eines solchen von A. viride, und der Bau seiner Spaltöffnungen schließt sich an den von A. Petrarchae und A. trichomanes eng an, wovon noch die Rede sein wird. Wohl zu beachten ist auch die Gestaltung seines Stieles, der fast bis an die Spitze dunkelbraun gefärbt ist und nur in dem obersten grünen Teile Spaltöffnungen besitzt, während sie bei A. viride über den ganzen grünen Stiel verbreitet sind.

Zum Vergleich untersuchte ich nun noch kurz ein anderes Farn und seine Serpentinform, Asplenium adiantum nigrum und A. serpentini, und fand hier ganz ähnliche Verhältnisse, besonders den gleichen Unterschied in der Dicke der Fiedern.

Wenn Borzì in seiner genannten Arbeit sagt, Asplenium trichomanes besitze eine äußerst empfindliche, zu anderen Farnen im Gegensatz stehende Art der Bewegung, so wird das jeder, der dieses Farn einmal beobachtet hat, bestätigen müssen. Denn seine Fiedern drehen sich wie mit einem Scharnier um den Stiel nach rückwärts, und erst, wenn sie ihre Unterseiten einander zugekehrt haben, beginnen sie sich etwas einzurollen.

Tatsächlich besitzt jedes der stiellosen Fiederchen eine Art Gelenk, das von seinem der Rachis ansitzenden Teile gebildet wird. Ein Längsschnitt durch den Blattgrund möglichst durch die Mitte und parallel dem Blattnerv läßt den Bau des Gelenkes erkennen (Tafel I, Fig. 2). Von den dunkelbraun gefärbten Zellen der Rachis hebt sich das Blattgewebe scharf ab, und in ihm tritt wieder der Blattnerv

[1]) Vergl. Lürssen, Die Farnpflanzen. Rabenhorst's Kryptogamenflora. S. 880.

hervor, der das Gewebe in zwei dem Bau nach verschiedene Teile scheidet. Der unter der oberen Epidermis liegende Abschnitt zeigt im Gegensatz zu dem der unteren anliegenden kleine Zellen, von denen nur wenige an der Rachis verdickte Wände haben. Besonders gestaltet sind aber die oberen Epidermiszellen selbst, die im Längsschnitt sehr lang und wenig hoch sind, also leicht biegsam sein werden (Tafel I, Fig. 2a). Vom Beginn der eigentlichen Blattspreite an sind die Zellen wieder höher und kürzer, dem Bau der oberen Epidermis dieses Farnes entsprechend (Tafel I, Fig. 2c). Der andere Teil unter dem Blattnerv besteht aus großen, rhombischen bis quadratischen Zellen mit größtenteils verdickten Wänden. Sie sind jedoch nicht verholzt wie die der Rachis, sondern vollkommen elastisch (Tafel I, Fig. 2b). Fast an derselben Stelle, wo die Zellen der oberen Epidermis in ihrer Gestalt wechseln, werden auch die der Unterseite kleiner und länger (Tafel I, Fig. 2c). Wenn nun Wasserverlust eintritt, so werden sämtliche Zellen eine Volumenverminderung erleiden, und zwar werden vermöge des noch zu erklärenden Mechanismus gerade die dickwandigen Zellen auf der Unterseite sich zuerst und am kräftigsten zusammenziehen. Die verholzten Teile des Blattnervs verhindern eine Bewegung des gesamten Blattgewebes auf die Rachis zu, und da die Zellen der Oberseite, durch ihre Gestalt und unverdickte Wände ausgezeichnet, leicht biegsam sind, so klappt das Blatt nach rückwärts um. A. trichomanes stellt also seine Fiedern den Sonnenstrahlen parallel und vermeidet dadurch eine zu starke Insolation.

Die letzte Gruppe der von mir untersuchten Farne weicht von den beschriebenen durchaus ab. Wohl besitzen auch ihre Blätter Bewegung, aber sie ist anderer Art und beruht auf anderer, einfacherer Grundlage, man könnte sie wohl mit den Faltblättern der Stipa- und Festuca-Arten vergleichen, denen besonders Actiniopteris radiata nahekommt, abgesehen von ihren sonstigen Eigenschaften.

Das in seiner Gestalt schon an ein Gras erinnernde Asplenium septentrionale sei hier zuerst genannt. Offenbar muß die weitgehende Reduktion seiner Oberfläche einen bedeutenden Vorteil mit sich bringen für seine Existenz in starker Besonnung an freiliegenden Felsen und Mauern, seinem gewöhnlichen Standort. Tritt der xeremorphe Zustand ein, so ist von dem Blatt dieses Farns nur ein schmales, schräg-spiralig nach der Unterseite eingerolltes Band zu erkennen, das ein Laie zweifellos für einen vertrockneten Grashalm halten würde. Die Einrollung ist jedoch nur eine sekundäre Folge der eigentlichen Trockenbewegung, wiewohl sie für das Farn natürlich einen gewissen Nutzen haben kann.

Wenn A. septentrionale auch äußerlich isolateral erscheint, so ist es doch anatomisch deutlich bifacial gebaut. Die Unterseite ist

sofort an den Spaltöffnungen zu erkennen, und zwar liegen diese in seichten Rillen, die längs der Lamina und des Stieles herablaufen. Letzterer zeigt überhaupt, abgesehen von seiner geringeren Breite gleichen Bau wie die Fiedern. Neben diesen Rillen liegen Streifen von Zellen mit verdickten aber unverholzten Wänden. Auf der Blattunterseite gehören sie nur der Epidermis an und sind auch nur auf der Außenseite unter der Cuticula verdickt, auf der Blattoberseite dagegen liegen ein bis zwei Schichten ringsum verdickter Zellen hintereinander (Tafel II, Fig. 1). Sie sind sämtlich sehr lang und haben spitze, ineinander gekeilte Enden. Ein jeder solcher Streifen bildet also ein ununterbrochenes, längs des Blattes und Stieles laufendes Sklerenchymband, das aus lebenden, elastischen Zellen besteht. Die zwischen den Bändern liegenden Partien der Epidermis setzen sich zusammen aus kurzen, unverdickten Zellen. An Ausdehnung im Verhältnis zum Umfang des Querschnittes überwiegen am Blatt die unverdickten Teile, am Stiel das Sklerenchym. Das Mesophyll wird von großen Interzellularräumen durchzogen, seine Zellen sind sehr zartwandig und wie auch die Epidermiszellen kleiner als bei den erwähnten Aspleniumarten.

Tritt Wasserverlust ein, so schrumpfelt das Mesophyll vermöge seines Baues stark, und zwar in jeder Richtung. Die Sklerenchymbänder selbst können nur sehr wenig schrumpfeln und werden durch den Volumenverlust des Mesophyll nach dem Blatt- resp. Stielmittelpunkte hingezogen. Die nicht verdickten Streifen, besonders die auf der stets zarter gebauten Unterseite, geben einem solchen Zug leichter nach und werden in das Blatt- resp. Stielinnere hineingestülpt. Dabei gelangen die von vornherein schon in Rillen liegenden Spaltöffnungen in tiefe Einbuchtungen, die schließlich beim Fortschreiten des Vorganges besonders am Stiel durch die aneinander stoßenden Sklerenchymbänder geschlossen werden (Tafel II, Fig. 11). Die Spaltöffnungen werden also auf diese Weise in luftstille Kammern verlagert. Gleichzeitig schrumpfelt das Mesophyll aber auch parallel dem Blatt und Stiel. Die starken Sklerenchymbänder auf der Oberseite machen die Parallelkontraktion nicht mit, und es müßte deshalb eine starke Einrollung nach der Unterseite erfolgen, wenn nicht hier ebenfalls Sklerenchymstreifen und die teilweise verholzten Gefäßbündel lägen. Da diese wenig kontraktilen Elemente an Stärke dem Sklerenchym der Oberseite nicht gleichkommen, so können sie die Einrollung zwar nicht ganz verhindern, setzen ihr aber doch einen erheblichen Widerstand entgegen, so daß nur eine Krümmung, verbunden mit einem Ausweichen nach der rechten oder linken Seite, zustande kommt[1]);

[1]) Wären die Versteifungen auf der oberen und unteren Seite gleich, so könnte sich das Blatt nur nach der rechten oder linken Seite biegen. In diesem

d. h. Blatt und Stiel bilden eine Spirale, deren Windungen nicht in derselben Ebene liegen.

Asplenium germanicum, der Bastard von A. septentrionale und A. trichomanes, verhält sich ebenso, doch sind seine Bewegungen nicht so regelmäßig, die Spirale tritt weniger scharf hervor und zeigt mancherlei Abweichungen nach den Seiten.

Das von mir untersuchte Exemplar lehnte sich in Gestalt und Anatomie überhaupt sehr stark an A. septentrionale an und hatte von A. trichomanes nur größere Breite der Blattspreite und größere Zellen der Epidermis und des Mesophyll; die Sklerenchymbänder waren an den Fiedern nur schwach ausgeprägt. Der Spaltöffnungsapparat war ganz der von A. septentrionale; näheres hierüber folgt an späterer Stelle. Es unterliegt keinem Zweifel, daß andere Exemplare wiederum mehr Merkmale von A. trichomanes haben werden.

Ein Farn, das in der Eigenart seiner Schutzeinrichtungen einzig dasteht, ist Actiniopteris radiata. Das mir zur Verfügung stehende Exemplar war im Hawaschtal in Abessinien an einem Felsen gewachsen, dessen Temperatur über 50° betrug. Alles, was über diese interessante Pflanze bisher bekannt ist, findet sich in einer Notiz von Milde[1]) über ihren Platz im System der Farngattungen, und daran ist über ihre Anatomie eine kurze Bemerkung geknüpft, die aber nur teilweise richtig ist.

Schon äußerlich fällt das Farn sofort durch die Fächerform seines Wedels auf. Der doppelt geflügelte Stiel verzweigt sich nämlich an seinem obersten Ende mehrfach und geht unmittelbar in die Fiedern über, die sehr schmal und ungefähr halb so lang wie der Stiel sind und gewöhnlich an der Verzweigungsstelle ein wenig nach rückwärts übergebogen sind (Tafel I, Fig. 3). Die Reduktion der Oberfläche ist ohne weiteres erkennbar. Im xeromorphen Zustand rollen sich die Fiedern nach der Unterseite zu Röhren zusammen, und am Stiel geht eine Bewegung vor sich, die der von Asplenium septentrionale gleicht (Tafel II, Fig. 3). Das auffallendste aber ist, daß jetzt die ganze Pflanze weiß aussieht, die sonst ein fahles Grün zeigt. Bewegung sowohl wie Farbenwechsel sind im anatomischen Bau begründet.

Ein Querschnitt zeigt folgendes Bild (Tafel II, Fig. 5). Unter der dünnen Cuticula liegen 3—4 Schichten meist sechskantiger Fasern mit so stark verdickten Wänden, daß häufig das Lumen kaum mehr zu erkennen ist. Diese Fasern sind sehr lang und mit den spitz zulaufenden Enden ineinander gekeilt. Sie sind tot und bilden ein

---

Falle ist die Unterseite schwächer versteift, daraus folgt das Mittel zwischen der Spirale nach der rechten oder linken Seite und der nach der Unterseite, die Schneckenspirale.

[1]) Milde, Botan. Zeitung XXIV. 1866. S. 180.

die ganze Oberseite überspannendes, an den Kanten hakenförmig nach der Unterseite umgeschlagenes Sklerenchym (vgl. die Notiz von Milde, der die Zellen „sehr bastähnlich“ nennt). Die Membranen zeichnen sich durch eine Härte aus, die Schnitte mit dem Mikrotom unmöglich macht, und auch Freihandschnitte lassen sich nur dann einigermaßen herstellen, wenn man das Material vorher einige Tage in Glyzerin legt. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man auf einem dünnen Querschnitt in den verdickten Membranen eine feine sternförmige Zeichnung. Man glaubt zunächst, das Zelllumen sei sternförmig gestaltet; bringt man aber den Schnitt in die Schwefelsäure, so quellen die Zellen zunächst stark, die verdickten Wände lösen sich auf, und es bleiben die Mittellamellen, die Sternchen und die Cuticula übrig. Mit Chlorzinkjod färbt sich die Wandsubstanz bläulich, die Mittellamellen und die Sternchen hellbraun, woraus zu erkennen ist, daß erstere aus Zellulose und die beiden letzteren aus Pektin bestehen. Zu dieser Reaktion braucht man einen sehr feinen Schnitt, da sonst infolge der intensiven Färbung die Durchsichtigkeit leidet und die Farbenunterschiede verschwimmen. Was die Sternchen bedeuten, zeigt ein Längsschnitt. Milde schreibt in der genannten Notiz, das Lumen der Zellen sei dicht mit sich kreuzenden Spiralfasern ausgefüllt; und es scheint zunächst auch wirklich so. Bei wechselnder Hoch- und Tiefeinstellung des Mikroskopes erkennt man jedoch, daß die Spiralbänder sich nicht kreuzen, sondern einander parallel in vielen Windungen in der verdickten Wand entlang laufen, ähnlich dem Drall eines Geschützlaufes (Tafel I, Fig. 4). Die Zacken des Sternchens sind die Querschnitte dieser Bänder. Wendet man auf einen Querschnitt Hoch- und Tiefeinstellung an, so scheinen sich die Sternchen zu drehen, und zwar alle im gleichen Richtungssinn, ein zweiter Beweis, daß die Bänder sich nicht kreuzen.

Wenden wir uns nun weiter der Anatomie des Blattes zu. Unter dem Sklerenchym liegt ein meist zweischichtiges Palisadenparenchym, dessen Zellen an Länge die des Schwammparenchyms kaum übertreffen. Letzteres wie auch die Palisade zeigt kleine Interzellularen. Auf der Unterseite des Blattes laufen unter den Gefäßbündeln ebenfalls Sklerenchymbänder, bestehend aus ein bis zwei Schichten verdickter Zellen, die denen auf der Blattoberseite ganz gleich sind. Die Sklerenchymzellen unmittelbar unter der Cuticula der Unterseite sind allermeist zu Spitzen ausgezogen, die in ihrer Gesamtheit längslaufende Leisten bilden. Zwischen den Sklerenchymstreifen liegen, wie bei Asplenium septentrionale, seichte Rillen, gebildet aus kurzen vom Schwammparenchym kaum unterschiedenen Zellen, in die die Spaltöffnungen eingelagert sind. Der Stiel ist dem Blatt ganz homolog gebaut. Seine Bauch- und Rückenseite ist vollständig mit Sklerenchym

umgeben. Nur an zwei Stellen ist es von Rillen unterbrochen, in denen die Spaltöffnungen liegen. Unter dem Sklerenchym der Rückenseite befindet sich eine dicke Schicht verholzter Zellen, die dem Stiel die Last der Fiedern an seinem oberen Ende tragen helfen.

Es ist nun sofort verständlich, daß bei Wasserverlust und Schrumpfelung des Parenchyms am Blatt die nicht ausgesteiften Streifen samt den Spaltöffnungen nach innen gestülpt werden, wodurch die Unterseite bedeutend verkürzt und das Blatt zu einer Röhre zusammengerollt wird. Ebenso werden am Stiel die beiden Flügel und der ganze Rückenstreifen nach dem verholzten Gefäßbündel hingezogen und dadurch die mit Spaltöffnungen versehenen Rillen ins Innere des Stieles gebracht und von außen geschlossen (Tafel I, Fig. 3). Eine Längskontraktion ist infolge der starken Versteifungen am Stiel wie am Blatt unmöglich. Auch bei diesem Farn beruht also die Schutzeinrichtung gegen zu hohen Gasaustausch auf Verlagerung der Spaltöffnungen in luftstille Räume, begleitet von einer Reduktion der Oberfläche.

Was nun das zweite, nicht minder wichtige Schutzmittel, den Farbenwechsel, anbelangt, so war ich lange darüber im Zweifel, bis ich einmal ein wasserdurchtränktes, also grünes Blatt unter dem stereoskopischen Mikroskop bei auffallendem Licht stark vergrößerte. Das Bild war überraschend, denn man kann durch das Sklerenchym hindurch die darunter liegende Palisade deutlich erkennen; es ist als läge über dem Mesophylll eine dünne Glasplatte. Von den Spiralbändern und den Mittellamellen ist nichts zu sehen. Während der Beobachtung gab das Blatt natürlich seinen Wassergehalt an die Luft ab, und plötzlich, noch ehe die Einrollung eintrat, zeigten sich in den eben noch durchsichtigen Zellen feine, zu ihrem Verlauf schräg stehende Streifen, die ich mit den Spiralbändern identifizieren konnte, und in kurzer Zeit war das ganze Sklerenchym undurchsichtig und weiß (Tafel I, Fig. 8). Setzte man Wasser hinzu, so wurde alles wieder durchsichtig, um beim Austrocknen den beschriebenen Vorgang zu wiederholen.

Die Nutzwirkung dieser Einrichtung ist einleuchtend. So lange die Pflanze über genügenden Wassergehalt verfügt, können die Lichtstrahlen ungehindert durch das Sklerenchym in das Blattinnere eindringen und ihre chemischen Wirkungen ausüben; kann die Pflanze dagegen den dabei entstehenden Wasserverlust nicht mehr ersetzen, so wird eine undurchsichtige Schicht vor das Parenchym geschaltet, das Licht am Eintritt in das assimilierende Gewebe verhindert und, wie die weiße Färbung zeigt, zum größten Teile abgeblendet zwecks geringerer Erwärmung.

Der beschriebene Versuch wurde nun mit dem Sklerenchym allein

wiederholt, indem Stücke von einem trockenen Blatte abgelöst und von den anhaftenden Mesophyllresten gesäubert wurden. Unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht waren die Splitter natürlich undurchsichtig. Ließ man nun einen Tropfen Wasser unter das Deckglas treten, so wurde der Splitter sofort durchsichtig, die Spiralbänder waren deutlich zu sehen und in den Zelllumina befanden sich lange, dunkle Stellen, die immer kleiner wurden und schließlich ganz verschwanden, während um den Splitter herum sich Luftblasen bildeten. Es konnte kein Zweifel sein, daß die dunklen Streifen in den Lumina Luftblasen waren, die beim Zutritt des Wassers aus den Zellen heraustraten. Die Frage war nun, auf welche Weise und an welchen Stellen das geschah. Durch die sonst gasdurchlässige Cuticula trat die Luft nicht aus; legte man aber den Splitter so, daß man auf die dem Mesophyll anliegende Seite sah, so sah man in dem Maße, wie die Luftblasen in den Lumina kleiner wurden, Bläschen auf der Außenseite auftreten und sich vergrößern. Der ganze Vorgang spielt sich so schnell ab, daß man sich mit einem Wechsel des Objektivrevolvers und der Einstellung sehr beeilen muß.

Angeregt durch eine Arbeit von Steinbrink[1]) machte ich mich nun daran, einen Querschnitt des Sklerenchyms in trockenem und in wasserdurchtränktem Zustande zu untersuchen. Die Herstellung so feiner Schnitte, wie sie zu diesem Versuch nötig sind, gestaltet sich infolge der Härte und Sprödigkeit des Materials sehr schwierig, am besten nimmt man dazu mikroskopisch feine, beim Schneiden zufällig entstehende Splitter. Sie wurden ausgetrocknet, und, um sie durchsichtig zu machen, in Anilinöl gebracht, worin die Membranen nicht quellen. Das Öl läßt sich später leicht auswaschen, und derselbe Schnitt kann so auch im Wasser untersucht werden. Den Unterschied zwischen beiden zeigt Tafel II, Fig. 4a und b. Im trockenen Zustande haben die Zellen weite Lumina, die sich bis in die Zacken der Sternfiguren (den Querschnitt der Spiralbänder) hinein erstrecken, und oft fast bis zur Mittellamelle reichen. Im Wasser quillt der ganze Schnitt stark, die Zacken werden durch die sich imbibierende Zellulosemembran geschlossen und das ganze Zelllumen verschwindet namentlich in den Zellen unter der Cuticula bis auf geringe Reste. Daß ein solcher aus dem Zellverband genommener Splitter die Vorgänge in der lebenden Pflanze nur zum Teil wiedergeben kann, ist selbstverständlich, und deshalb darf man annehmen, daß die Lumina im Sklerenchym unverletzter Pflanzen ganz verquellen.

[1]) Steinbrink, Über die Ursache der Krümmungen einiger lebender Achsenorgane infolge von Wasserverlust. Berichte der deutschen Botan. Ges. 29. Jahrgang, Heft 6.

Der Vorgang des Farbenwechsels spielt sich nun folgendermaßen ab. Wenn dem Farn Wasser in genügender Menge zur Verfügung steht, so sind die Zellulosemembranen des Sklerenchyms mit Wasser durchtränkt und die Lumina so gut wie nicht vorhanden. Die ungefärbte, dicke Zellulosewand, die aus Pektin bestehenden Mittellamellen und die innere Auskleidung der Zellen (die Sternchen im Querschnitt) haben ungefähr den gleichen Brechungsindex, und daher ist die ganze Schicht durchsichtig. Erleidet die Zellulosemembran einen Wasserverlust, so vergrößern sich die Lumina und es wird Luft aus den Interzellularen des Mesophyll eingesogen. Nunmehr werden die Strahlen bei ihrem Auffallen auf die lufterfüllten Spiralbänder und Lumina größtenteils reflektiert, wodurch die weiße Färbung zustande kommt (Tafel I, Fig. 7 und 8). Bei neuer Wasserzufuhr wird die Luft wieder in die Interzellularen ausgepreßt.

Danach müssen Kanäle aus dem Sklerenchym durch die Mittellamellen in das Mesophyll führen. Diese mit voller Sicherheit unter dem Mikroskop zu zeigen, ist mir nicht gelungen, da das Material die Herstellung so dünner Schnitte verhindert, auf denen sich solche feine Einzelheiten einwandfrei nachweisen ließen. Daß die Kanälchen aber vorhanden sein müssen, kann man auf folgende Weise ermitteln. Ich versah Sklerenchymsplitter mit einem Kollodiumüberzug, der an einer Stelle unterbrochen war, um das Wasser herantreten zu lassen, legte sie auf einen Objektträger, die nichtkutinisierte Seite nach oben und ließ dann Wasser unter das Deckgläschen treten. Die Auspressung der Luft ließ sich so bequem beobachten, und feststellen, daß die Luft teils die Kollodiumschicht abhob, teils aber über dieser Bläschen bildete, die mit einem fein ausgezogenen Ende auf dem Splitter aufsaßen. An diesen Stellen mußten also die Kanäle ausmünden. Andere Splitter wurden in einem Gläschen in einen mit etwas Salmiakgeist gefüllten Rezipienten gebracht und dann evakuiert, wodurch die Luft aus den Splittern entfernt wurde und Ammoniak dafür eintrat. Dann wurden sie in der angegebenen Lage beobachtet, und zwar unter Zusatz einer Kupfersulfatlösung. Das Auspressen, diesmal von Ammoniak, spielte sich zunächst wie immer ab, dann aber stand der ganze Vorgang plötzlich still, und man konnte im Umkreis der entstandenen Bläschen deutlich eine bläuliche Niederschlagsmembran erkennen.

Der Druck der sich vollsaugenden Zellen reichte also nicht mehr aus, um die Niederschlagsmembran zu sprengen, wodurch neues Ammoniak mit Kupfersulfat in Berührung gekommen wäre und die Blasen sich hätten vergrößern können. Wäre das Ammoniak auf andere Weise als durch bestimmte, gleichmäßig geöffnete Kanäle ausgetreten, so hätten nicht einzelne Bläschen entstehen, sondern entweder der ganze Splitter sich gleichmäßig mit einer Niederschlagsmembran

umgeben müssen, oder es hätten sich an anderen Stellen neue Blasen bilden müssen, sobald die ersten nicht mehr wachsen konnten.

Eine Pflanze mit einer ähnlichen optischen Vorrichtung dürfte wohl bislang nicht bekannt geworden sein.

Eine Eigenschaft, die allen von mir untersuchten Farnen zukam und die zweifellos große Bedeutung für ihr Leben haben wird, ist die intensive Braunfärbung des Stieles und teilweise auch der Blattnerven. So haben Nothochlaena Marantae, N. nivea, Cheilanthes farinosa, Ceropteris calomelanos, Asplenium Petrarchae und A. trichomanes fast schwarze Stiele. Auch ihre Blattnerven sind auf der Unterseite schwarz-braun gefärbt und zwar in ihrem ganzen Verlauf durch das Blatt, während sie auf der Oberseite bald die grüne Färbung annehmen. Namentlich bei den Wachsfarnen ist diese Erscheinung sehr auffallend, das Schwarz der Rippen hebt sich scharf von dem weißen Wachs ab. Hier hätten doch auch die Rippen mit Wachs überzogen sein können, wenn es nicht auf etwas anderes ankäme. Sind die Stiele bei anderen Farnen nur hellbraun, so sind ihre Gefäßbündel von einer Schicht dunkler Zellen umgeben, wie bei Ceterach officinarum, oder sie tragen Schuppenbedeckung, wie Nothochlaena sinuata sie zeigt. Interessant ist das Verhalten der Serpentinform Asplenium adulterinum und des Bastards A. germanicum. Ersteres sieht äußerlich in Farbe des Stieles A. trichomanes ganz ähnlich, doch sind nur seine äußersten Zellschichten braun, während bei A. trichomanes das Stielgewebe durchweg gefärbt ist. Bei A. germanicum ist der untere Teil des Stieles schwarzbraun, eine Erbschaft von A. trichomanes. Selbst Actiniopteris radiata, das doch eine so vollkommene Einrichtung zur Abblendung der Sonnenstrahlen besitzt, macht für die unteren Teile des Stieles von der braunen Schutzfärbung Gebrauch.

Die Braunfärbung der Stiele und Rippen, die bei vielen Farnen vorkommt, oft aber auf die im Boden steckenden Teile beschränkt ist (vgl. Pteridium aquilinum), ist als Schutzeinrichtung gegen Tierfraß, besonders Schnecken, aufzufassen, denn sie beruht auf einer Infiltration der Membranen und teilweise auch der Cytoplasten mit übel schmeckenden und härtenden Substanzen. Einen solchen Schutz brauchen auch die Xerophyten.

Es ist aber auch anzuerkennen, daß die braunen Zellschichten einen Lichtschutz bedeuten, besonders noch, weil sie oft eine spiegelnde Oberfläche haben. Allerdings werden sie eine gewisse Wärmespeicherung veranlassen, die eine stärkere Verdampfung des Wassers in der Pflanze zur Folge haben muß. Da aber in allen untersuchten

Fällen an den braunen Teilen Spaltöffnungen vollständig fehlten — grüne Stiele, selbst die der extrem-xerophilen Actiniopteris radiata, haben reichlich Stomata — so kann hier die Erwärmung insofern keine große Schädigung bedeuten, als ja die Durchtrittsstellen für den Wasserdampf fehlen. Da ferner die durch braune Schutzschichten gedeckten Gewebeteile für die Assimilation nicht mehr in Betracht kommen können, so ist hier das Fehlen der Spaltöffnungen durchaus erklärlich. Wo die Rippen nur unterseits braun, oberseits dagegen grün sind, vermögen sie mit den für die Assimilation besser gelegenen Teilen an dieser mitzuwirken.

Daß aber Tierfraß auch für die Xerophyten eine besondere Schädigung darstellt, wenn die Stiele und Rippen betroffen werden, ergibt sich daraus, daß bei diesen Pflanzen die Lamina oft, das Traggerüst nie reduziert ist.

Sehr bedeutungsvoll wird für die Farne die Frage sein, wie sie es ermöglichen, aus dem ausgedörrten Zustande in verhältnismäßig kurzer Zeit zur vollen Lebenstätigkeit zurückzukehren. Meine Angaben hierüber können freilich nur oberflächlich sein; die Beobachtungen müssen unbedingt an frischem Material und am besten am Standort ausgeführt werden, und sie würden schon allein eine große Arbeit erfordern.

Meine Untersuchungsmethode war die, daß ein Teil der Blätter in eine feuchte Kammer gebracht und Taubildung dabei möglichst vermieden wurde. Andere Blätter wurden freistehend nur mit dem Stiel in Wasser getaucht. Da zeigte sich, daß für einige Arten der Wasserdampf genügte, um ihnen die ursprüngliche Form wiederzugeben, und daß für andere flüssiges Wasser unbedingt nötig war.

Es muß also angenommen werden, daß die Oberfläche dieser Blätter trotz ihrer Kutikularbekleidung für Wasserdampf durchlässig ist. Auch wenn z. B. Blätter von Asplenium trichomanes auf der Unterseite mit einem Kollodiumhäutchen überzogen und so die Spaltöffnungen ausgeschaltet wurden, breiteten sie sich in der feuchten Kammer doch wieder aus, wodurch die Kollodiumschicht schließlich teils abgesprengt und teils zerrissen wurde. Hier mußte also der Wasserdampf durch die kutinisierte Oberseite eingedrungen sein.

Sehr abweichend von einander verhielten sich die Wachsfarne. Für Cheilanthes farinosa reichte Wasserdampf zur Ausbreitung aus. Für Nothochlaena nivea aber war das Eintauchen des Stieles in flüssiges Wasser unerläßlich.

Für Ceterach officinarum und Nothochlaena Marantae vermitteln die Schuppen die Wasseraufnahme. Sie halten das Wasser kapillar

fest, werden zuerst durchtränkt und geben dann ihren Wassergehalt an das Blattgewebe weiter. Bringt man Blättchen dieser Farne in eine schwache Fuchsin- oder Methylenblaulösung, so sind die Schuppen zuerst gefärbt.

Andere Farne, die nur flüssiges Wasser aufnahmen, waren Asplenium septentrionale, bei dem es in den Rillen hochgesogen wurde, und Actiniopteris radiata, das sich nur dann ausbreitete, wenn Wasser in die Mündungen der röhrenförmig zusammengerollten Blätter gelangte. Hier wurden die Tropfen dann kapillar hineingesogen und benetzten die ungeschützten Teile. Ein Befeuchten der Außenflächen allein erwies sich als ganz erfolglos.

Asplenium Petrarchae besitzt zur Aufnahme flüssigen Wassers besondere Organe in Gestalt der Haare, die, wie erwähnt, seine Blättchen und den Stiel bedecken (Tafel II, Fig. 8). Von vornherein war es klar, daß sie keinen Transpirationsschutz bedeuten konnten; dazu stehen sie in viel zu großen Abständen. Auch als sezernierende Drüsenhaare kamen sie nicht in Betracht, da ein Sekret gänzlich mangelt. Nun stellt aber gerade A. Petrarchae, in Wasser gelegt, seine Form in kürzester Zeit wieder her, wie berichtet worden ist, und so lag es nahe, den Haaren die Wasseraufnahme zuzuschreiben. Von der Richtigkeit dieser Annahme kann man sich leicht überzeugen, wenn man Blättchen in dünne Fuchsin- oder Methylenblaulösung legt. Die Haare sind dann in kurzer Zeit rot resp. blau gefärbt, und der Farbstoff verbreitet sich von der Ansatzstelle der Haare aus in dem Maße, wie das Wasser eindringt, rasch durch das ganze Mesophyll. Bei abgeschnittenen Blättern anderer Farne dringen die Farbstoffe nur ganz allmählich durch die Gefäßbündel in das Blattinnere ein. In der feuchten Kammer braucht A. Petrarchae zur Ausbreitung seiner Blätter ebensoviel Zeit wie die anderen Farne.

Die Untersuchung der Spaltöffnungen gestaltete sich sehr interessant und ergab ganz neue Resultate. Auffallend ist zunächst, daß sie nicht versenkt sind, wie es bei Xerophyten sonst die Regel ist, sondern niemals tiefer liegen, als die Zellen der unteren Epidermis und manchmal sogar über diese emporgehoben sind. Bei den Schuppen- und Wachsfarnen sowie denen mit Faltblättern ist diese Eigenschaft noch verständlich, weil sie ihre Spaltöffnungen in luftstille Kammern bringen; bei den übrigen dagegen ist die Erklärung nicht so leicht gegeben. Der Grund ist sicher darin zu suchen, daß bei den hier vorliegenden Farnen die Stomata nicht vorwiegend durch Turgorschwankungen in den Schließzellen geöffnet und geschlossen werden,

sondern durch Zerrungen und Stauchungen der unteren Epidermis, hervorgerufen durch die Volumenabnahme des Blattes.

Schon die Orientierung der Spalten deutet darauf hin; sie liegen mit ihrer Längsachse parallel den Blattnerven. Bei so einheitlicher Krümmung der Blättchen nach oben, wie sie Ceterach officinarum, Nothochlaena Marantae, N. sinuata, N. nivea und Cheilanthes farinosa besitzen, wird auf die untere Epidermis ein Zug ausgeübt parallel den Blattnerven und damit auch der Längsrichtung der Spaltöffnungen, wodurch diese infolge der Längsspannung der nierenförmigen Schließzellen zum Schluß gebracht werden. Man kann diesen Vorgang sehr gut nachahmen, indem man in einen weichen Leder- oder Gummilappen einen Schlitz schneidet; zieht man nun an dem Lappen parallel zur Schnittrichtung, so werden seine Ränder aneinandergepreßt, zieht man quer, so klaffen sie natürlich auf. Bei den anderen Farnen mit Krümmung und Faltung nach der Unterseite werden die Stomata durch Stauchung der unteren Epidermis und seitlichen Druck geschlossen, denn, wie gesagt, zeigen die meisten Aspleniumarten eine starke Längsfaltung, die durch Schrumpfelung des Gewebes quer zur Längsachse der Blätter bedingt ist.

Die Gestalt der Schließzellen ist in den meisten Fällen einem passiven Schluß besonders angepaßt, und die Wachsfarne bilden hier eine merkwürdige Gruppe für sich. Die beiden Schließzellen sind nämlich gewöhnlich nicht gleich gestaltet, sondern den Vorwölbungen der einen entsprechen Vertiefungen in der anderen, so daß sie beim Schluß genau ineinander passen. Die Verdickungsleisten sind nur schwach ausgeprägt und haben oft nasenförmige Vorsprünge, die gleichfalls ineinander eingefalzt sind.

So gestaltet sind die Spaltöffnungen von Asplenium trichomanes (Tafel II, Fig. 12), A. Petrarchae, A. adulterinum, das also auch hierin A. trichomanes ähnelt und Ceterach. Bei Nothochlaena Marantae (Tafel II, Fig. 6) konnte ich auf 45 Schnitten nur eine symmetrisch gebaute Spaltöffnung finden, alle übrigen zeigten den beschriebenen Bau.

Nothochlaena sinuata hatte beide Arten ungefähr im gleichen Verhältnis, bei Asplenium adiantum nigrum und seiner Serpentinform überwogen die symmetrischen. Auch Actiniopteris radiata gehört in diese Gruppe.

Symmetrisch gebaut waren die Schließzellen von Asplenium septentrionale (Tafel II, Fig. 11) und A. germanicum. Dieser Bastard folgt durchaus A. septentrionale, besonders kehrt der eigenartige Knick in der Mitte des Querschnittes der Schließzellen typisch wieder.

Die drei von mir beobachteten Wachsfarne haben ganz rückgebildete Spaltöffnungen, von Verdickungsleisten sind nur hin und wieder Andeutungen zu erkennen (Tafel II, Fig. 10). Bei einem

Xerophyten muß ein solches Verhalten zunächst sehr merkwürdig erscheinen. Man bedenke jedoch, daß diese Farne sozusagen noch eine zweite Epidermis von Wachs auf ihrer Unterseite tragen, und wenn diese trotz der schädigenden Einflüsse des Pressens, des Transportes und der Präparation für die Untersuchung noch fast unverletzt war und nur wenige Risse zeigte, so muß man annehmen, daß sie am lebenden Farn nur so viel Öffnungen besitzt, als die Pflanze zum Gaswechsel gerade notwendig hat. Dadurch wird eine feine Regulierung durch die Spaltöffnungen überflüssig, die deshalb degenerieren können.

Aus den vorliegenden Verhältnissen kann man schließen, daß die asymmetrische Ausbildung der Schließzellen als ein durch die Xerophilie erworbenes Schutzmittel zu betrachten ist; denn gerade die Arten, die keine besonderen Einrichtungen zur Herabsetzung des Gaswechsels besitzen, müssen ihre Spaltöffnungen möglichst vollständig verschließen können. Die Farne aber, deren Gasaustausch schon durch luftstille Kammern stark gehemmt ist, brauchen darauf weniger Gewicht zu legen, und so hat denn die durch eine doppelte Schicht von Schuppen und Haaren wohlgeschützte Nothochlaena sinuata die regelmäßigen Schließzellen zur Hälfte, Asplenium septentrionale und A. germanicum sie ganz bewahrt, während die Wachsfarne sie sogar rückgebildet haben. Wenn zwischen den einzelnen Gruppen auch Übergangsformen und vereinzelte Rückschläge vorhanden sind, so kann das die Theorie nur bestätigen.

Der letzte Teil der Arbeit möge nun die Erklärung des Bewegungsmechanismus bringen, der allen an dieser Stelle untersuchten Farnen mit Ausnahme von Asplenium septentrionale und Actiniopteris radiata gemeinsam ist. Bisher ist über die Frage, wie die Bewegungen zustande kommen, und warum die Blätter der einen nach oben, die anderen aber nach unten sich krümmen, nichts bekannt gewesen[1]), nur Borzi ist der Lösung durch seine Untersuchungen an Ceterach officinarum in der schon öfters genannten Arbeit nähergetreten.

Nach den Veröffentlichungen von Steinbrink über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen[2]) war ich anfänglich der Meinung, daß auch die Bewegungen dieser Farne durch Kohäsionsmechanismen in der Epidermis bedingt seien. Bald aber ergaben sich erhebliche Schwierigkeiten. Denn wie wäre es in Voraussetzung eines Kohäsionsmechanismus möglich, daß die Zellwände der oberen resp. der unteren

[1]) Vergl. Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. Abt. IV. Xerotropismus. S. 77.

[2]) Steinbrink, Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biolog. Zentralblatt Bd. XXVI. 1906.

Epidermis sich gerade nach außen ausstülpten, wie Borzì an Ceterach officinarum gezeigt hat und wie man es an jedem anderen Farn bei richtiger Wahl der Schnittebene nachprüfen kann. Es hätten doch die Zellwände sich nach innen einbiegen müssen; die Ringzellen der Sporangien zeigen das ganz deutlich. Wie wäre es zu erklären, daß alle Krümmungen am toten, wieder erweichten Herbarienmaterial ebenso zu beobachten waren wie am lebenden? Nach Zerstörung des Plasmas hätte eine Schrumpfelung nur noch in sehr beschränktem Maße vor sich gehen können. Und wie war es schließlich denkbar, daß gerade die Zellen mit den dicksten Membranen zuerst reagierten; man denke nur an Nothochlaena sinuata (Tafel II, Fig. 9) und an das Blattgelenk von Asplenium trichomanes (Tafel I, Fig. 2); hier hätte doch zuerst das Schwammparenchym schrumpfeln müssen, das viel eher einen Wasserverlust erleiden muß, als diese wandverdickten Zellen. Besonders ging die Bewegung auch vor sich an Schnitten, bei denen die Epidermiszellen verletzt waren, die also nicht schrumpfeln konnten. All' dies hat Borzì durch seinen Versuch unbestreitbar nachgewiesen, und auf die von ihm gefundenen Tatsachen konnte ich aufbauen.

Es fiel mir auf, daß sich die nach außen biegenden Außenseiten der Epidermiszellen genau so verhalten wie die Steinbrinkschen Schrumpfungsmechanismen, bei denen zwei Membranen mit senkrecht zueinander gerichteten Schichtungslinien gegeneinander wirken. Und in der Tat sind ja zwei Membranen vorhanden, die Cuticula und die Zelluloseschicht. Man könnte zunächt Zweifel erheben, ob das dünne Häutchen der Cuticula der viel dickeren Zellulosewand bei ihrer Schrumpfung den nötigen Widerstand entgegenzusetzen fähig ist, damit die Ausstülpung zustande kommt. Folgender einfache Versuch aber muß alle Bedenken beseitigen. Ich suchte die Epidermis nachzuahmen und schnitt aus einem Papier, dessen Tauglichkeit für die Steinbrinkschen Versuche ich vorher erprobt hatte, 2,5 cm breite Streifen, deren größte Dehnungsfähigkeit längs verlief, deren Hauptfaserrichtung also senkrecht durchschnitten war. Aus den Streifen klebte ich Zellen von 2,5 cm Seitenlänge. Zwei Seitenwände blieben ungeschlossen wie auf einem dünnen Querschnitt, und alle Zellen wurden nun aneinandergeklebt, so daß die Flächen, an denen bei der Herstellung der Zellen das Papier übereinandergriff, alle nach einer Seite lagen. Sie sollten die Innenseiten der Epidermiszellen darstellen. War die so entstandene Reihe gut getrocknet, so legte ich sie in Wasser, bis das Papier durchtränkt war, der Klebstoff aber noch nicht gelitten hatte. Darauf wurden die Zellen äußerlich schnell mit Fließpapier abgetrocknet, an der Oberseite mit Klebstoff bestrichen und mit einem Streifen dünnen Fettpapiers beklebt. Namentlich der letzte Handgriff muß sehr schnell und sicher erfolgen, da das Fettpapier auf der durchfeuchteten Zell-

reihe schlecht haftet, letztere aber auch schon zu trocknen beginnt. Wenn das Fettpapier der Zelloberseite tadellos anliegt, so wird die fertige künstliche Epidermis zum Trocknen hingelegt, und alsbald beginnt die Ausstülpung der „cutinisierten" Wände und die Krümmung der ganzen Zellreihe nach außen (Tafel I, Fig. 5a u. b).

Das Modell verhält sich ganz so wie die natürliche Epidermis. Die Cuticula ist wasserfrei, die Zelluloseschicht mit Wasser gesättigt; sobald nun diese einen Teil ihres Wassers abgibt, verkleinert sich ihr Volumen und es tritt eine Spannung zwischen ihr und der Cuticula ein, die in der Ausstülpung ihren Ausgleich findet. Das Experiment kann freilich nur eine schwache Wiedergabe der Natur sein. Steinbrink hat gezeigt, wie fein solche Mechanismen auch auf minimale Schwankungen des Wassergehaltes reagieren. Sicher ist jedenfalls, daß die Kontraktion der Epidermis durch einen Schrumpfungsmechanismus eingeleitet wird und daß erst bei fortschreitendem Wasserverlust auch ein Kohäsionsmechanismus in Kraft tritt.

Damit wäre zunächst nur die Bewegung der Epidermis allein erklärt. Für die Einrollung des ganzen Blattes nach oben oder unten bedarf es noch besonderer Einrichtungen, die bei den einzelnen Arten verschieden sind. Ceterach officinarum, Nothochlaena Marantae und N. sinuata mit ihren ledrigen Blättern schalten in diese eine Schicht ein, die der einfachen Parallelkontraktion der Epidermis entgegenarbeitet. Bei dem Modell wird diese Schicht durch die verstärkten Innenseiten der Zellen dargestellt, fehlte sie, so würden durch den Druck der bei der Ausstülpung sich kontrahierenden Außenseiten auch die Innenseiten zur Ausstülpung gezwungen werden; da das durch die Versteifung verhindert wird, erfolgt die Krümmung der ganzen Zellreihe nach außen. Bei den genannten Farnen wird die Versteifung hauptsächlich von dem Palisadenparenchym dargestellt, das wegen der geringen Verbreitung der Interzellularräume und der regelmäßigen Lagerung seiner Zellen nur wenig gedehnt oder gestaucht werden kann. Die Zellen der oberen Epidermis suchen nun diese biegsame Schicht zu verkürzen, und da das nicht möglich ist, krümmt sich das ganze Blatt nach der Oberseite, wobei das leicht dehnbare Schwammparenchym und die Epidermis eine Streckung erfahren (vergleiche auch hier die Beobachtungen von Borzi). Ebenso gehen die Bewegungen des Stieles von Ceropteris calomelanos und des Blattgelenkes von Asplenium trichomanes vor sich, bei ersteren wirken die verholzten und die kontraktilen Stielteile antagonistisch, bei letzteren vertauschen obere und untere Epidermis ihre Rollen. Nicht zum mindesten trägt zu der so einheitlichen Krümmung der Fiedern von Nothochlaena Marantae und N. sinuata die erwähnte bogenförmige Anordnung der oberen Epidermiszellen bei, denn dadurch wird der Zug stets genau

in einer längs des Blattes laufenden Richtung ausgeübt und der Zug quer zum Blatt, der bei Ceterach officinarum schon etwas hervortritt, fast ausgeschaltet.

Bei den Farnen, deren Blätter keine Versteifungsschicht besitzen, sind zweierlei Möglichkeiten vorhanden. Sind die Zellen der oberen Epidermis im Verhältnis zum Mesophyll sehr groß, wie es bei Nothochlaena nivea und Cheilantes farinosa der Fall ist, so ist die Kontraktion der oberen Epidermis zu stark, als daß das übrige Gewebe ihr folgen könnte, und darum krümmt sich das Blatt nach der Oberseite. Natürlich spielen hier, wie auch bei der ersten und der noch folgenden Gruppe die Blattnerven ebenfalls eine nicht zu unterschätzende Rolle. Aber die Bewegung der eben genannten beiden Farne ist nicht mehr so einheitlich dem Blatt längs gerichtet wie bei den Schuppenfarnen und die Querkontraktion ist schon deutlich ausgeprägt, die bei der folgenden, letzten Gruppe fast in den Vordergrund tritt.

Hierher gehören Asplenium adulterinum, A. trichomanes und A. Petrarchae. Obere und untere Epidermis führen bei ihnen die gleiche Kontraktion aus, denn deren Zellen sind fast gleich groß. Für die Richtung der Krümmung ausschlaggebend ist, daß an der Unterseite die größeren Interzellularen liegen und daher das Gewebe hier am stärksten gestaucht werden kann. Darum krümmen sich die Blättchen nach der Unterseite und bilden zwischen den Blattnerven die großen Längsfalten, deren konkave Seiten auf der Blattunterseite liegen; es macht das Blatt quer zu seiner Fläche eine Bewegung, die etwa an das Zusammenlegen eines Fächers erinnert.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, November 1911.

Literaturverzeichnis.

Baumert, K., Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IX. Zweites Heft. 1907.

Borzi, A., Xerotropismo nelli felci. Nuov. Giorn. Bot. Bd. XX. 1888.

Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

Derselbe. Die Geographie der Farne. Jena 1910.

Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. Abt. IV.

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen I und II. Marburg 1889.

Hegi, Die illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.

Kramer, A., Die anatom. Anpassung der Farnkräuter an Klima und Standort. Diss. Berlin 1907.

Lürssen, Ch., Die Farnpflanzen oder Gefäßkryptogamen. Rabenhorsts Kryptogamenflora. III. Leipzig 1889.

Milde, Über Pteris radiata. Botan. Zeitung Bd. XXIV. 1866.

Saporta, G. de, Notize sur l'Asplenium Petrarchae. Bull. Soc. Bot. France. Bd. XIV. 1867.

Schimper, A. W. F., Pflanzengeographie. Jena 1898.

Derselbe. Die epiphytische Pflanzenvegetation Amerikas. Botan. Mitteil. a. d. Tropen, II.

Steinbrink, Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biolog. Zentralblatt Bd. XXVI. 1906.

Derselbe. Über die Ursache der Krümmungen einiger lebender Achsenorgane infolge von Wasserverlust. Berichte d. deutsch. Botan. Ges. 29. Jahrgang. Heft 6.

Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Ceterach officinarum. Schuppen auf der Blattunterseite.

Fig. 2. Asplenium trichomanes. Schnitt durch das Blattgelenk

Fig. 3. Actiniopteris radiata. a) im Trockenzustand, b) ausgebreitet.

Fig. 4. A. radiata. Das Sklerenchym im Längsschnitt mit den Spiralbändern.

Fig. 5. Modell der Epidermis. a) mit Fettpapier (Cuticula) und gekrümmt, b) Zellen von gleichen Maßen ohne Fettpapier zum Vergleich.

Fig. 6. Nothochlaena nivea. Einzelne Fiederchen der stark xeromorphen Form (a) und der gewöhnlichen Form (b), links von der Unterseite, rechts von der Oberseite gesehen.

Fig. 7. Actiniopteris radiata. Im Sklerenchym zwei lufterfüllte Zellen; die Spiralbänder treten als dunkle Linien deutlich hervor.

Fig. 8. Actiniopteris radiata. Aufsicht des Blattes. In den Epidermiszellen die schräg gerichteten, abwechselnden hellen und dunklen Streifen.

Tafel II.

Fig. 1. Asplenium septentrionale. Teil eines Blattquerschnittes. Vergr. 178.

Fig. 2. Asplenium Petrarchae. Querschnitt durch den Blattrand Die dunklen punktierten Zellen enthalten Proteinkörnchen. Vergr. 178.

Fig. 3. Actiniopteris radiata. Schematischer Querschnitt durch Blatt und Stiel, a) im Trockenzustand, b) ausgebreitet. Die dunklen Teile bezeichnen das Sklerenchym, die karrierten die verholzten Gefäßbündel und das Stützgewebe des Stieles.

Fig. 4. A. radiata. Das Sklerenchym im Querschnitt. a) mit Wasser durchtränkt, b) ausgetrocknet. Vergr. 310.

Fig. 5. A. radiata. Querschnitt durch das Blatt. Vergr. 178.

Fig. 6. Nothochlaena Marantae. Spaltöffnungen. Vergr. 310.

Fig. 7. Nothochlaena Marantae. Sphäroidkristall in der Epidermis. Vergr. 800.

Fig. 8. Asplenium Petrarchae. Einzelnes Haar. Vergr. 233.

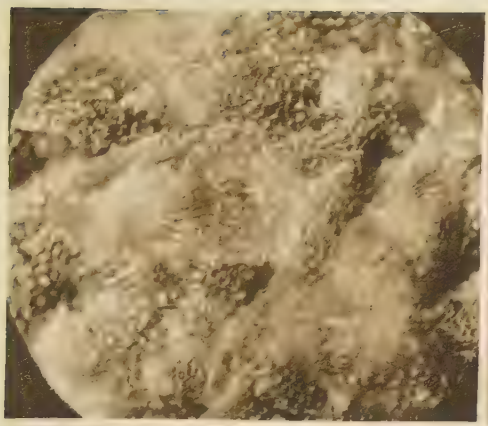
Fig. 9. Nothochlaena sinuata. Epidermiszellen mit Tüpfeln in den Seitenwänden Vergr. 310.

Fig. 10. Nothochlaena nivea. Spaltöffnungen im Querschnitt. Vergr. 310.

Fig. 11. Asplenium septentrionale. Spaltöffnung. Vergr. 310.

Fig. 12. Asplenium trichomanes. Spaltöffnung. Vergr. 533.

1.

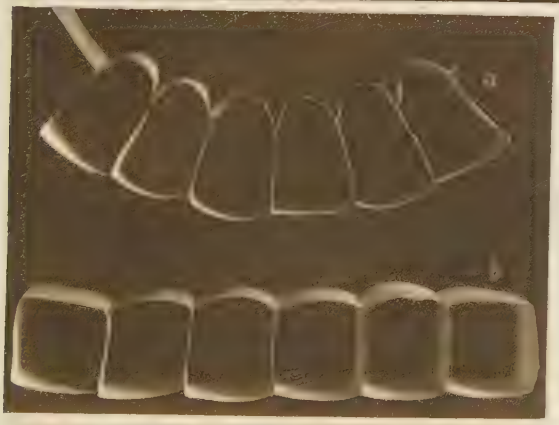


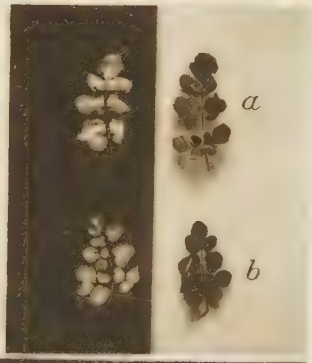
2.

3.

4.

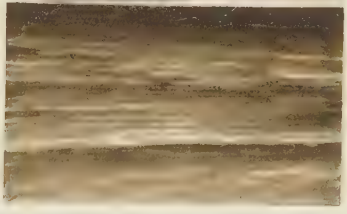
5.





6.

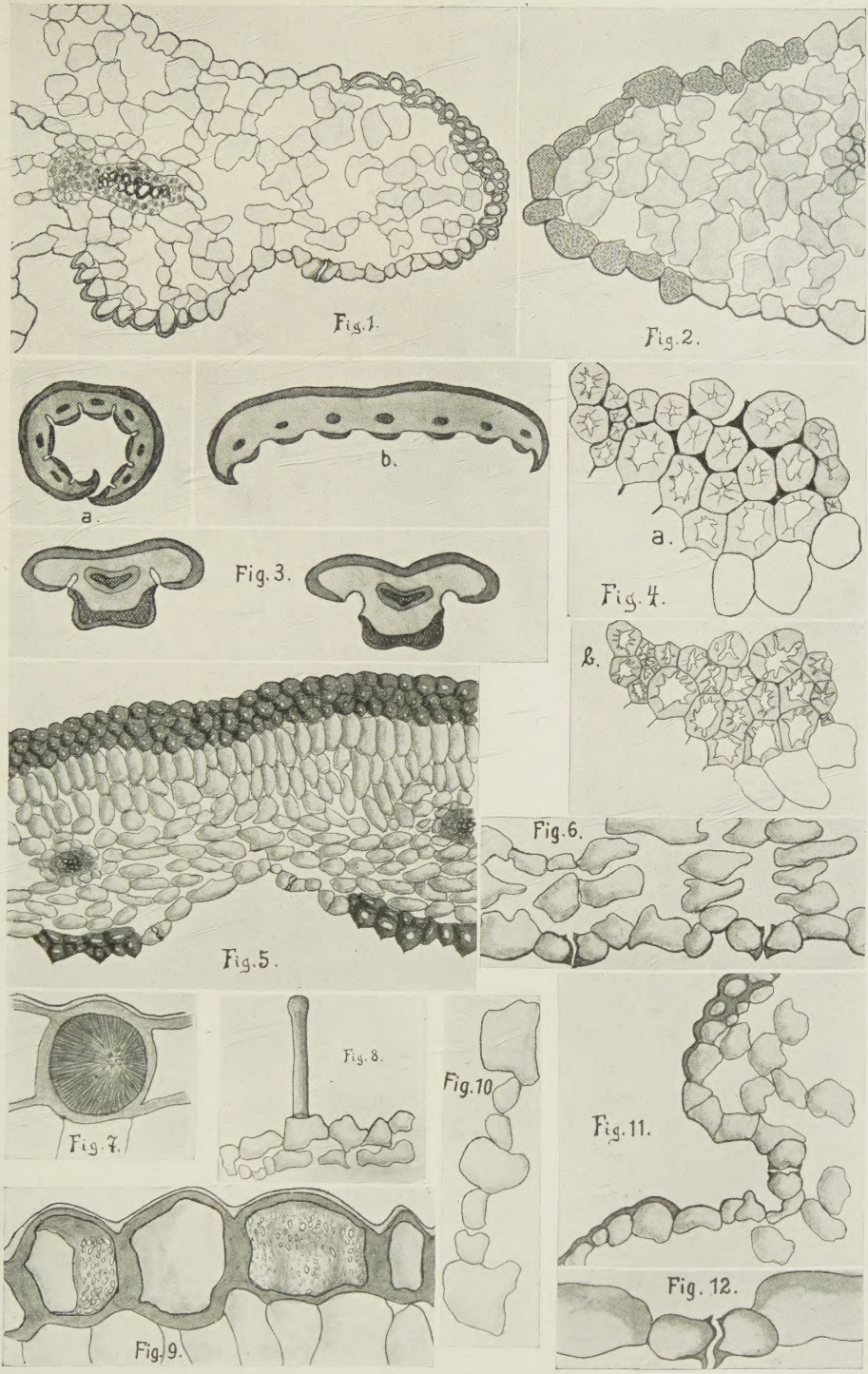
7.



8.

R. Schaede, phot.

Photogravure Meisenbach Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.



R. Schaede del.

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Reinhold Schaede, evangelischer Konfession, am 16. August 1887 zu Breslau als Sohn des Kgl. Eisenbahn-Betriebsingenieurs Adolf Schaede und seiner Ehefrau Wilhelmine, geb. Hohnbaum.

Ich besuchte das Gymnasium zu St. Maria-Magdalena in Breslau und das Kgl. Gymnasium zu Wohlau, wo ich Ostern 1908 das Zeugnis der Reife erlangte.

Ostern 1908 wurde ich an der Kgl. Universität zu Breslau immatrikuliert und studierte zunächst Medizin, wandte mich jedoch Oktober 1908 den Naturwissenschaften zu. Ich beschäftigte mich besonders mit Botanik, und zwar mit Biologie und Physiologie.

Für das S. S. 1911 übertrug mir Herr Professor Dr. Rosen die Assistenz am pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau.